УДК 576.895.42: 591.4

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОРГАНА ГАЛЛЕРА АРГАСОВЫХ КЛЕЩЕЙ ARGAS TRIDENTATUS (ARGASIDAE)

С. А. Леонович

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Орган Галлера A. tridentatus состоит из капсулы — углубления кутикулы на дорсальной поверхности передней лапки клеща, в котором под прикрытием анастомозирующих вершинами ветвящихся плеоморфов располагаются пористые волоски четырех обонятельных сенсилл и передней группы сенсилл. Последняя включает в себя два отдела: собственно переднюю группу, гомологичную таковой иксодовых клещей, и подгруппу сенсилл, не имеющую гомологий у иксодид. В днище капсулы открывается канал особой ампуловидной сенсиллы. Подробно исследованы особенности ультраструктуры кутикулярных и клеточных элементов всех сенсилл, входящих в состав перечисленных отделов органа Галлера.

Орган Галлера является важнейшим дистантным рецепторным органом иксодоидных клещей (надсем. Ixodoidea), играющим существенную роль в поведении и эволюции этих кровососущих членистоногих — переносчиков возбудителей опасных инфекций. Проводимые в лаборатории паразитологии Зоологического института планомерные исследования строения органа Галлера методами растровой (Балашов и Леонович, 1976, 1977, 1978) и просвечивающей электронной микроскопии (Леонович, 1977, 1978) продемонстрировали важность изучения внешней и внутренней ультраструктуры органа как в физиолого-этологическом, так и в систематическом планах. Однако если сведения о тонком внутреннем устройстве этого образования у представителей семейства иксодовых клещей более или менее удовлетворительны: изучены 3 вида — Amblyomma americanum (Foelix a. Axtell, 1972), Ixodes persulcatus (Леонович, 1977) и Нуаlomma asiaticum (Леонович, 1978а), включающие представителей подсем. Ixodinae и Amblyomminae, составляющих сем. Ixodidae, — то сведения об ультраструктуре органа Галлера клещей-аргазид ограничиваются лишь одним видом — Argas arboreus (Roshdy et al., 1972).

Данная работа посвящена тонкому строению органа Галлера клеща Argas tridentatus — представителя подсем. Argasinae сем. аргасовых клещей, включающего единственный род Argas. Этот вид относится к подроду Argas s. str, который отличается от других подродов, в том числе от подрода Persicargas, к которому относится A. arboreus, кроме прочих признаков, и строением органа Галлера (Филиппова, 1966; Балашов и Леонович, 1977).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовались голодные самцы и самки A. tridentatus из лабораторной культуры, полученные от нимф разных возрастов. Фиксация была произведена 2.5%-ным глютаральдегидом на 0.1~M фосфатном буфере с последующей промывкой в буфере и дофиксацией 1%-ной $\mathrm{OsO_4}$. Заливку проводили в смесь смол «Аралдит», серии ультратонких срезов

получали на ультрамикротоме LKB-3, контрастировали цитратом свинца по Рейнольдсу и изучали в электронном микроскопе Tesla-BS 613.

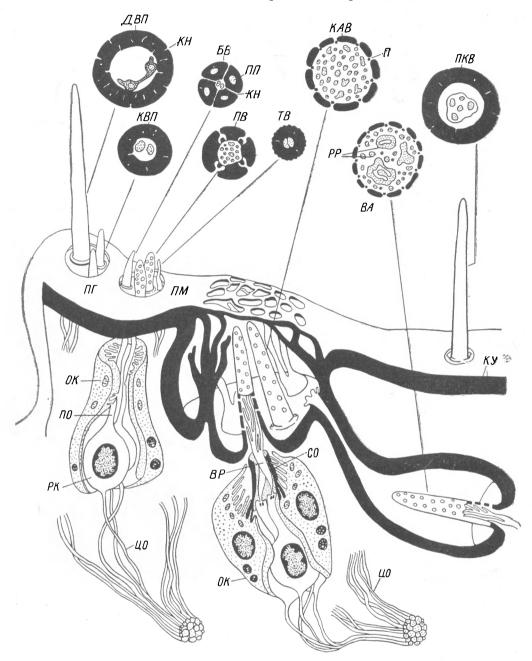


Рис. 1. Строение органа Галлера клеща *Argas tridentatus* по данным электронной микроскопии (число сенсилл в отделах органа для упрощения уменьшено).

ВР — видоизмененная ресничка; волоски: EB — бороздчатый передней группы сенсилл, BA — ампуловидной сенсиллы, $\mathcal{J}B\Pi$ — длинный подгруппы сенсилл, $\mathcal{K}AB$ — капсулярный, $\mathcal{K}B\Pi$ — короткий подгруппы сенсилл, $\mathcal{H}B$ — посткапсулярный, $\mathcal{H}B$ — тонкий передней группы сенсилл, $\mathcal{H}B$ — пористый передней группы сенсилл, $\mathcal{H}B$ — посткапсулярный, $\mathcal{H}B$ — тонкий передней группы сенсилл; $\mathcal{H}H$ — канальцы, $\mathcal{H}V$ — кутикула, $\mathcal{H}B$ — оберточная клетка, $\mathcal{H}B$ — предняя группы сенсилл, $\mathcal{H}M$ — плеомофы, $\mathcal{H}B$ — передняя группы сенсилл, $\mathcal{H}M$ — плеомофы, $\mathcal{H}B$ — передней отросток рецепторной клетки, $\mathcal{H}B$ — рецепторная клетка, $\mathcal{H}B$ — периферическая полость, $\mathcal{H}B$ — разветвления ресничек, $\mathcal{H}B$ — сколопоидная оболочка, $\mathcal{H}B$ — центральный отросток рецепторной клетки.

Внешнее строение органа было исследовано в сканирующем электронном микроскопе Стереоскан-2A (Кембридж) по методике, описанной ранее (Балашов и Леонович, 1976).

Наружное строение органа Γ аллера клеща A. tridentatus на всех фазах развития подробно разобрано в отдельной работе (Балашов и Леонович, 1977). Поэтому, не останавливаясь на нем подробно, перейлем непосредственно к описанию особенностей строения основных отделов органа: капсулы и передней группы сенсилл.

Капсула — обонятельный отдел органа, представляющий собой углубление в кутикуле на дорсальной поверхности передней лапки. В капсуле, под крышкой, образованной частичным слиянием вершин плеоморфов, располагаются четыре обонятельные сенсиллы.

Рецепторные клетки, входящие в состав каждой капсулярной сенсиллы в количестве 4-5, биполярные, слегка вытянутые, их поперечный пиаметр составляет примерно 10 мкм. От базальной области тела клетки отходит тонкий центральный отросток (аксон). Центральные отростки рецепторных клеток всех сенсилл капсулы объединяются в нерв, вступающий в ножной нерв (рис. 1). Апикальная поверхность клетки несет мощный периферический отросток (соответствующий по направлению проводимости дендриту нервной клетки), дистальная часть которого представлена видоизмененной ресничкой (рис. 2, см. вкл.). Вблизи базального тельца ресничка содержит $9 \cdot 2 + 0$ микротрубочек. В этом же районе появляется сколопоидная оболочка, синтезируемая оберточной клеткой (рис. 2). Реснички, окруженные сколопоидной оболочкой, следуют к основанию полого кутикулярного волоска; в этой части они сильно видоизменены: расширены, заполнены многочисленными микротрубочками (рис. 3). В полости волоска реснички ветвятся (рис. 4). Волоски сенсилл капсулы пористые, поры «закупоренного» типа, по строению и параметрам подобны порам, описанным в обонятельных волосках иксодовых клещей (Foelix a. Axtell, 1971, 1972; Леонович, 1977, 1978) (рис. 4). Помимо чувствительных клеток, в состав каждой сенсиллы входят оберточные клетки, формирующие сколопоидную оболочку, а также экстраклеточную вакуоль, выстланную микроворсинками (рис. 2.3).

В глубине тарзального членика за нижней проксимальной частью капсулы обнаруживается отдельно расположенная как бы в углублении второго порядка сенсилла, соответствующая видимому в световой микроскоп «бутылковидному» образованию (Филиппова, 1966). На тотальном препарате видна лишь обширная полость, выстланная кутикулой, в которой и размещается указанная сенсилла (рис. 1). Подобные сенсиллы получили в литературе наименование «ампуловидных». В полости пористого волоска ампуловидной сенсиллы, так же как и в волосках капсулярных сенсилл, ветвятся видоизмененные реснички рецепторных клеток (рис. 15). Дистальнее окончания волоска полость сужается в узкий длинный канал (рис. 6). Кутикулярная выстилка полости и канала ампуловидной сенсиллы сформирована клетками, расположенными в нижней области рецепторного слоя клеток капсулярных сенсилл; по строению эти клетки сходны с гиподермальными. Канал ампуловидной сенсиллы

открывается внутрь капсулы (рис. 1).

Передняя группа сенсилл органа Галлера представдена двумя компактными скоплениями чувствительных волосков (рис. 1).

Вблизи вершины бугорка располагается группа из трех волосков подгруппы сенсилл (рис. 1, 7—9, см. вкл.), ближе к капсуле в углублении находятся волоски собственно передней группы (рис. 1, 10). Введенная терминология станет понятной при рассмотрении тонкого строения входящих в состав каждого из отделов сенсилл.

Собственно передняя группа включает в себя два пористых, два тонких и один бороздчатый волосок 1 (рис. 10). Каждый из пористых волосков иннервируется шестью рецепторными клетками. Строение этих сенсилл весьма сходно с таковым капсулярных волосков (рис. 1, 11). Отличия заключаются в числе рецепторных клеток, а также в значительно меньшей плотности пор, характерной для пористого волоска передней группы в сравнении с капсулярным.

¹ Терминология согласно Балашову и Леоновичу, 1976, 1977.

Строение тонких волосков идентично строению волосков подобного типа в органе Галлера иксодовых клещей (Леонович, 1977, 1978) (рис. 12, 13).

Бороздчатый волосок по основной длине обладает общей обширной полостью, в которой следуют реснички трех рецепторных клеток и отростки оберточных. Однако вблизи вершины, в районе бороздок (рис. 10), он обладает характерным для волосков подобного типа строением: центральная полость и концентрические периферические полости, сообщающиеся со средой тонкими канальцами (рис. 14). Это подтверждает гомологию бороздчатых волосков у иксодид и аргазин, выявляемую, несмотря на то что бороздчатые волоски аргазин, вероятно, подверглись частичной редукции.

В состав подгруппы сенсилл входят длинный и два коротких волоска (рис. 1). Длинный волосок подгруппы иннервируется четырьмя клетками, две из которых следуют к основанию волоска в отдельной сколопоидной оболочке и крепятся у основания, образуя в этом районе особые трубчатые тельца — структуры, типичные для тактильных механорецепторов. Остальные клетки следуют в полости волоска, в мощных стенках последнего обнаруживаются многочисленные мелкие канальцы, связывающие полость волоска со средой (рис. 7). Короткие волоски подгруппы различаются между собой тем, что в стенках одного из них имеются канальцы (рис. 9), а в стенках другого канальцев нет (рис. 8).

В специальной работе (Балашов и Леонович, 1977) мы показали сходство волосков сенсилл основных типов, определяемое микроструктурой их поверхностей, в органах Галлера иксодовых и аргасовых клещей. Анализ внутреннего строения сенсилл также обнаруживает однотипность их организации у иксодид и аргазин, что в сочетании с рядом дополнительных факторов, подтверждает гомологию основных отделов органа Галлера и их элементов в указанных группах клещей. Этими отделами являются капсула с капсулярными сенсиллами и передняя группа сенсилл, включающая пористые, бороздчатые и тонкие волоски.

Волоски подгруппы сенсилл аргазин не имеют гомологий у иксодид, что подтверждается особенностями их строения в сравнении как с волосками передней группы сенсилл иксодовых клещей, так и с их дистальными волосками. Подобная гомология, проведенная Феликсом и Акстелем (Foelix a. Axtell, 1972), очевидно, неверна. Указанные волоски развились, вероятно, в связи с необходимостью механической защиты сенсилл передней группы, размещенных на бугорке (подобную функцию у иксодид, возможно, выполняет обширное углубление, в котором «утоплены» волоски передней группы сенсилл). В пользу этого предположения свидетельствует и процесс перемещения волосков подгруппы вплоть до полного слияния с волосками собственно передней группы сенсилл в один общий отдел, что прослеживается в пределах семейства аргасовых клещей (Балашов и Леонович, 1977). При подобном расположении роль длинного волоска подгруппы как защитного механорецепторного образования выполняется, очевидно, наиболее оптимально.

Анализ ультраструктуры органа Галлера A. tridentatus подтверждает

Анализ ультраструктуры органа Галлера A. tridentatus подтверждает высказанную ранее точку зрения об общей основе происхождения отделов органа и их элементов у иксодид и аргазин. Вместе с тем рассмотренные в настоящей работе особенности тонкого строения органа Галлера A. tridentatus подтверждают и правомочность выделения особого аргазинного типа строения органа Галлера, произведенного на основании изучения внешнего строения органа у представителей подсем. Argasinae.

Литература

Балашов Ю. С. и С. А. Леонович. 1976. Морфологические особенности органа Галлера иксодовых клещей трибы Amblyommatini (Acarina, Ixodidae). — Энтомол. обозр., 55, 4:946—952. Балашов Ю. С. и С. А. Леонович. 1977. Сравнительное исследование органа

Балашов Ю. С. и С. А. Леонович. 1977. Сравнительное исследование органа Галлера аргасовых клещей (Ixodoidea: Argasidae) в растровом электронном микроскопе. — В кн.: Морфология и диагностика клещей. Л., «Наука»: 24—33.

- Балашов Ю. С. и С. А. Леонович. 1978. Наружная ультраструктура органа Галлера клещей подсемейства Ixodinae (Acarina; Ixodoidea) в связи с систематикой этой группы. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 77. Ультраструктурные особенности наземных членистоногих: 29—36. Леонович С. А. 1977. Электронно-микроскопическое исследование органа
- Галлера клеща Ixodes persulcatus (Ixodidae). Паразитология, 11, 4: 340—
- Леонович С. А. 1978. Тонкое строение органа Галлера клеща Hyalomma asiaticum P. Sch. et E. Schl. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). Энтомол. обозр., 57, 1:221—226.

 Филиппова Н. А. 1966. Аргасовые клещи (Argasidae). Фауна СССР, Паукообразные, т. 4, вып. 3. М.—Л. «Наука»: 1—255.

 Foelix R. F. a. R. C. Axtell. 1971. Fine structure of tarsal sensilla in the tick

- Foelix R. F. a. R. C. Axtell. 1971. Fine structure of tarsal sensilla in the tick Amblyomma americanum (L.). Z. Zellforsch., 114:22—37.

 Foelix R. F. a. R. C. Axtell. 1972. Ultrastructure of Haller's organ in the tick Amblyomma americanum. Z. Zellforsch., 124:275—292.

 Roshdy A. M., R. F. Foelix, R. C. Axtell. 1972. The subgenus Persicargas (Ixodoidea: Argasidae: Argas). 16. Fine structure of Hallers organ and assosiated tarsal setae of adult A. (P.) arboreus Kaiser, Hoogstraal and Kohls. I. Parasitol. 58. 4:805—846. J. Parasitol., 58, 4:805-816.

ULTRASTRUCTURAL INVESTIGATIONS OF HALLER'S ORGAN IN ARGASID TICKS, ARGAS TRIDENTATUS (ARGASINAE)

S. A. Leonowitch

SUMMARY

Haller's organ in A. tridentatus consists of a capsule and an anterior group of sensilla. The capsule is the hollow in the cuticle on the dorsal surface of the first tarsus, where 4 pored hairs of olfactory sensilla are situated under the cover of the roof, formed by an anostomosis of the upper brunches of pleomorphs (capsule's bottom non-sensory cuticular outgrowths). The canal of the accessory ampullaceous sensillum opens in a capsule near the bottom. The anterior group of sensilla consists of two parts: proximal part, containing a part of indicate the province of the provi containing pored grooved and thin hairs, is homologous to the anterior grouf of ixodid ticks, and distal one which has no homologues in ixodids. Fine structure of all the sensilla in the mentioned parts of Haller's organ is described in detail.

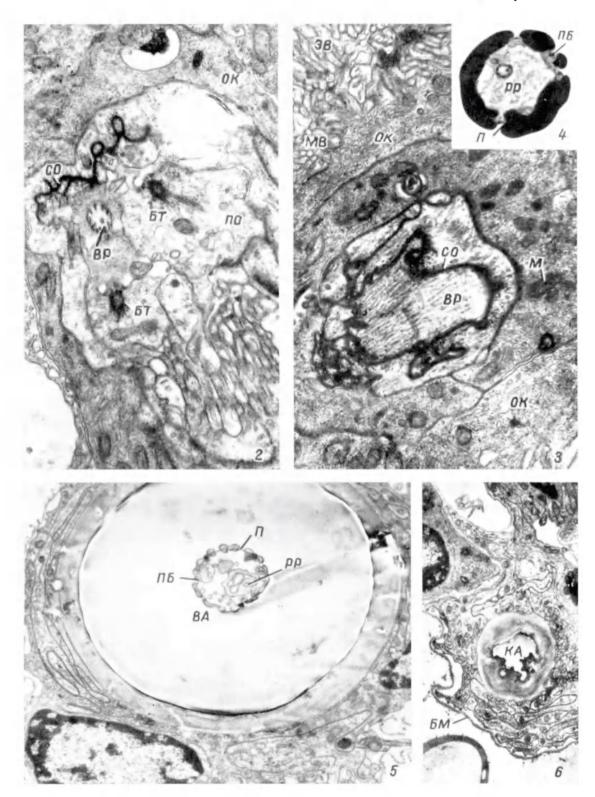


Рис. 2-6. Строение кансулы органа Галлера клеща A. tridentatus.

2 — отхождение ресинием от вершин периферических отростков рецепторных клеток капсулярной сенеиллы. (ув. 23000); 3 — видоизмененные ресинчки, окруженные сколопоидной оболочкой (ув. 19000); 4 — поперечный срез волоскового отдела сенсиллы (ув. 20000); 5 — ампуловидная сенсилла в районе волоска (ув. 8500); 6 — канал ампуловидной сенсиллы — KA (ув. 9500). EM — базальная мембрана, ET — базальное тельце, M — митохондрия, MB — микроворсинки, HE — поровая блишка, DE — экстраклеточная вакуоль. Остальные обозначения см. рис. 1.

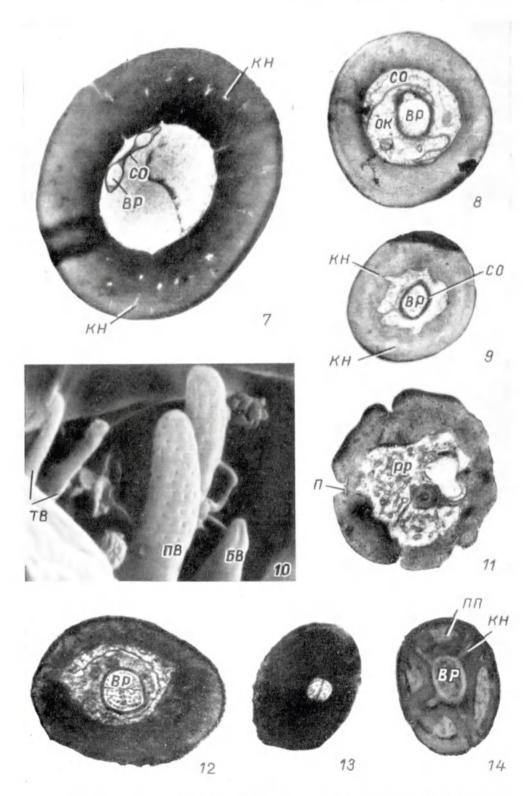


Рис. 7—14. Строение передней группы сенсилл органа Галлера A. tridentatus. 7—9 — волосковые отделы сенсилл подгруппы: 7 — длинный волосок (ув. 19000); 8 — короткий (ув. 16000); 9 — второй короткий (ув. 16000); 10 — собственно передняя группа сенсилл (проксимальный отдел) в растровом электронном микроскопе (ув. 5500); 11 — срез пористого волоска передней группы сенсилл (ув. 20000); 12—13 — то же тонкого волоска: 12 — у основания (ув. 28000), 13 — вблизи вершины (ув. 20000); 14 — срез бороздчатого волоска в районе насечек (см. рис. 10). Ув. 26000. Обозначения см. рис. 1—6.